Bull. Inst. r. Sci. nat. Belg. Bull. K. Belg. Inst. Nat. Wet.	42	15	Brux. 5.10.1966

REMARQUES SUR LES EPHEMEROPTERES MISTHODOTIDAE D'EUROPE ET SUR LEURS RAPPORTS AVEC LES AUTRES EPHEMEROPTERES PERMIENS

PAR

Georges DEMOULIN (Bruxelles)

La plus grande part de nos connaissances sur les Ephéméroptères adultes du Permien repose sur les empreintes trouvées en Amérique du Nord. On y a reconnu trois familles : *Protereismatidae*, *Misthodotidae* et *Eudoteridae*. Malgré les efforts des paléoentomologistes, la définition de ces familles n'est pas encore absolument sûre. Chacune ne comprend d'ailleurs qu'un seul genre, d'où une certaine imprécision dans la limite entre les caractères génériques et les caractères familiaux. Deux des trois genres comprennent plusieurs espèces, mais elles sont généralement connues seulement par des fragments alaires isolés. Il est cependant possible de se faire une idée assez précise de l'anatomie externe des trois espèces-types de genre : *Protereisma permianum* SELLARDS, *Misthodotes obtusus* (SELLARDS) et *Eudoter delicatulus* TILLYARD.

Le Permien européen (russe) a également fourni des traces d'Ephéméroptères. Jusqu'à tout récemment, on connaissait des ailes de *Protereisma*, ainsi qu'une aile de *Palingeniopsis praecox* MARTYNOV qui appartient aux *Mesephemeridae* (famille mieux connue par les *Mesephemera* du Jurassique de Bavière et jamais signalée d'Amérique). Outre ces ailes, on a décrit la larve de *Phthartus rossicus* HANDLIRSCH du Permien russe. Son situs familial reste inconnu.

A ces connaissances classiques est venue s'ajouter, il y a quelques mois, la description par O. A. TSHERNOVA (1965) de deux *Misthodotes* de l'Oural : *M. zalesskyi* et *M. sharovi*. Cette découverte élargit fortement la géonémie des *Misthodotidae*. Fait capital, *M. sharovi* est connu tant au stade adulte qu'au stade larvaire. C'est le premier Ephéméroptère permien, et le deuxième Ephéméroptère fossile, dont on connaît les deux principaux stades de développement.

Les caractères morphologiques attribués à l'imago de *M. sharovi* appellent néanmoins quelques petites questions, et nous allons comparer cet insecte à l'espèce-type *M. obtusus* (SELLARDS).

LES AILES DES *MISTHODOTES*.

Chez *M. obtusus,* on connaît surtout bien l'aile postérieure. L'apex se trouve sur R^{3a}; IR^{3b} naît de R^{2+3}; MA naît au niveau de la nervure humérale et sa fourche est symétrique; la fourche de MP, par contre, est asymétrique avec MP^1 dans le prolongement de MP. Chez *M. sharovi,* c'est surtout l'aile antérieure qui est décrite : l'apex se trouve également sur R^{3a}; mais IR^{3b} est indépendante à sa base, sans ébauche de courbure vers R^{2+3} ni vers R^{4+5}; MA naît plus distalement (presque au niveau de la fourche de MP), et sa fourche est asymétrique avec MA^1 dans le prolongement de MA; MP présente la même forme d'asymétrie furcale.

Au premier abord, ces différences semblent assez importantes et on pourrait être tenté de les attribuer à l'isolement géographique. Mais divers faits viennent les minimiser. C'est ainsi que, tant en Amérique qu'en Europe, on constate, d'une espèce à l'autre, des différences dans la position du point d'origine de MA et dans le degré de symétrie des fourches de MA et de MP. Le fait que la plupart des espèces ne sont connues que par des ailes isolées, tantôt antérieures, tantôt postérieures, ne simplifie pas la question. D'autant plus que, chez *M. sharovi,* l'aile postérieure (moins bien connue) semble bien avoir les fourches de MA et de MP toutes deux symétriques et différer ainsi de l'aile antérieure. Il semble cependant que le tracé de IR^{3b} soit critique : cette nervure naît de R^{2+3} chez les espèces américaines, et est indépendante chez les espèces russes.

Les ailes des *Protereismatidae,* tant antérieures que postérieures, sont pourvues d'un arc costal bien développé. Chez les *Eudoteridae,* insectes de taille moindre et à nervulation plus pauvre, l'arc costal semble mal formé, voire peut-être absent. Qu'en est-il chez les *Misthodotidae ?* Chez *M. ovalis* TILLYARD, d'Amérique, l'aile supérieure — seule connue — montre un arc costal bien formé. *M. biguttatus* TILLYARD, également d'Amérique, n'est connu que par une aile postérieure à laquelle manque justement la région basilaire. L'espèce-type *M. obtusus* (SELLARDS) est connue par des spécimens dont certains ont conservé leurs quatre ailes; mais seule l'aile métathoracique a été figurée en détail et (teste TILLYARD, 1932) l'arc costal y est obsolescent. Chez *M. zalesskyi* TSHERNOVA, de Russie, les ailes des deux paires sont connues, mais encore une fois la seule aile (antérieure) figurée est incomplète : la base manque. Les données sur *M. sharovi* TSHERNOVA sont un peu moins pauvres; les figures originales (TSHERNOVA, O. A., 1965, fig. 5, 6, 7) semblent montrer qu'il n'y a d'arc costal qu'aux ailes antérieures. Mais les fossiles devraient sans doute être réétudiés sous cet angle particulier.

LES PATTES DES *MISTHODOTES.*

Chez l'espèce-type *M. obtusus,* les pattes sont bien connues. Les antérieures sont les plus courtes, avec le tarse un rien plus long que le fémur et ce dernier plus long que le tibia; les médianes, plus d'une fois et demie plus longues que les antérieures, ont le tibia et le tarse égaux, valant les 6/5 du fémur; les postérieures, un peu plus longues encore, montrent des fémur et tibia égaux, plus longs que le tarse. A toutes les pattes (?), le tarse est quadri-articulé : l'article basilaire vaut en longueur les trois suivants; les deux intermédiaires sont très courts, plus courts ensemble que le dernier. D'après F. M. CARPENTER (1939), cette structure tarsale pourrait servir à distinguer les *Misthodotidae* des *Protereismatidae.* En effet, chez *Protereisma permianum* SELLARDS, les pattes antérieures sont les plus longues; les tarses sont un peu plus longs que les tibias et plus courts que les fémurs et ils sont constitués de 5 articles longs décroissant dans l'ordre : 1, 2, 5, 3, 4.

Selon O. A. TSHERNOVA (loc. cit.), *M. sharovi* aurait des tarses de 5 articles, le 5[e] étant le plus long. La différence de structure tarsale entre les *Protereismatidae* et les *Misthodotidae* ne serait donc pas toujours aussi nette que le supposait F. M. CARPENTER (loc. cit.). Mais l'examen des figures originales de *M. sharovi* (TSHERNOVA, O. A., loc. cit., fig. 3, 5, 7) montre, au-delà des tibias (au moins des tibias I), un article allongé qui ne peut appartenir qu'au tarse. Il n'est pas question d'y voir une partie distale du tibia que diviserait une carène telle que celle signalée aux pattes antérieures de *M. obtusus* (cfr. TILLYARD, R. J., 1932), car la figure 5 de O. A. TSHERNOVA (loc. cit.) montre à la fois cette carène tibiale et le long article que je prends pour la base du tarse. Mais si mon interprétation est correcte, la figure 3 (loc. cit.) montre un tarse I de 6 (!) articles. Les figures 5 et 7 ne permettent aucune vérification. Ce point sera à élucider.

Chez *M. sharovi,* les pattes antérieures sont les plus courtes (comme chez l'espèce-type), avec le fémur plus long que le tibia et plus long (♀) ou plus court (♂) que le tarse (tel que je le conçois). Les pattes postérieures, d'après l'auteur russe, sont une fois et demie plus longues que les antérieures, avec fémur et tibia égaux, et tarse probablement plus court. Quant aux pattes médianes, on n'en connaîtrait que le fémur, qui est plus long que celui des pattes postérieures et vaut à peu près le double de celui des pattes antérieures. Les longueurs relatives des fémurs II et III seraient donc inversées chez *M. sharovi* par rapport à *M. obtusus,* et on n'ignore pas que les proportions des diverses parties des pattes ont, chez les Ephéméroptères, une signification taxonomique. Mais, ici encore, la figure 7 de O. A. TSHERNOVA (loc. cit.) pose un problème. C'est la seule qui figure (partiellement) les pattes II et III. Or, si le texte ne connaît que le fémur II et décrit les fémur et tibia III, la figure 7 montre les fémur et tibia II et seulement le fémur III ! Faut-il supposer un lapsus

calami dans la description, avec inversion des données concernant les pattes II et III ? Dans l'affirmative, les proportions générales des pattes seraient semblables chez *M. sharovi* et chez *M. obtusus*. Cela serait également à élucider.

Comme on le voit, la découverte des *Misthodotes* européens pose quelques petits problèmes quant à la morphologie des adultes. Mais ce qui — à mon avis — est particulièrement intéressant, c'est que Mme TSHERNOVA a pu associer au stade adulte le stade larvaire des *Misthodotes*.

LES LARVES D'EPHEMEROPTERES PERMIENS.

On connaissait déjà assez bien un type larvaire du Permien (russe) : *Phthartus rossicus* HANDLIRSCH, caractérisé par son corps allongé, ses pattes « en crabe », ses trois filaments terminaux subégaux et ciliés bilatéralement, et surtout ses neuf paires de trachéobranchies styliformes latéro-ventrales. Rien ne permet d'attribuer cette larve à telle famille plutôt qu'à telle autre. Tout au plus la taille de l'insecte suggère-t-elle de le rapprocher plutôt des *Protereismatidae* que des *Eudoteridae*.

La larve de *Misthodotes sharovi* montre quelques points communs avec les *Phthartus* : corps allongé, pattes « en crabe », trachéobranchies au nombre de 9 paires, cerques et paracerque égaux. Mais, ici, les trachéobranchies sont dorsales et foliacées, et les filaments terminaux sont nus. En outre, les angles latéro-antérieurs du pronotum sont obliquement étirés. Cet ensemble fait quelque peu penser à un Heptagéniide « longiligne », mais il ne faut apparemment voir dans cette ressemblance qu'une convergence. Quoi qu'il en soit, il est manifeste que les *Phthartus* ne sont pas des *Misthodotidae*.

Si l'Europe nous a fourni très peu de larves d'Ephéméroptères permiens, la situation est encore bien plus lacunaire en Amérique. Un seul exemplaire, mal conservé, a été signalé par F. M. CARPENTER (1933). Il n'aurait pas de paracerque, et ses trachéobranchies sont indéchiffrables parce qu'elles sont (naturellement ou accidentellement) rabattues sur le dessus de l'abdomen (leur nombre est inconnu). Etant donné l'abondance relative d'adultes de *Protereismatidae*, *Misthodotidae* et *Eudoteridae* dans les dépôts permiens nord-américains, on pourrait s'attendre à ce que la larve de F. M. CARPENTER appartienne à une de ces coupes systématiques. Mais il ne faut pas perdre de vue que ces trois familles ont des adultes pourvus de trois filaments terminaux. Comme il est impensable qu'un paracerque puisse pousser subitement à l'occasion de la mue subimaginale ou imaginale, la larve susdite ne peut appartenir à aucune des trois familles connues (ce qui laisse à nouveau le champ libre pour placer les *Phthartus* dans les *Protereismatidae*).

Où placer la larve américaine ? Peut-être tout simplement dans les *Mesephemeridae*, connus depuis le Permien et dont les représentants adultes du Jurassique bavarois n'avaient plus de paracerque. L'absence

de *Mesephemeridae* certains en Amérique permienne reste soumise aux hasards de la prospection géologique et la présence à cette époque, des deux côtés de l'Atlantique, de *Protereismatidae* et de *Misthodotidae* prouve à suffisance les rapports étroits existant entre les deux faunes.

Résumé.

Remarques critiques sur les *Misthodotidae* (Ephéméroptères permiens) de Russie européenne. Questions pendantes quant à la structure des ailes et des pattes. Comparaison de leurs larves certaines avec d'autres types larvaires de la même époque géologique et tentative de classement systématique de ces types.

Index Bibliographique.

Carpenter, F. M.

1933. *The lower permian Insects of Kansas. 6. Delopteridae, Protelytroptera, Plectoptera and a new collection of Protodonata, Odonata, Megasecoptera, Homoptera and Psocoptera.* (Proc. Amer. Acad. Arts & Sci., LXVIII, 11 : 411.)

1939. *Id. 8. Additional Megasecoptera, Protodonata, Odonata, Homoptera, Psocoptera, Protelytroptera, Plectoptera and Protoperlaria.* (Loc. cit., LXXIII, 3 : 9.)

Tillyard, R. J.

1932. *Kansas permian Insects. 15. The order Plectoptera.* (Amer. Journ. Sci., XXIII : 97.)

Tshernova, O. A.

1965. *Some fossil Mayflies (Ephemeroptera, Misthodotidae) from permian beds of the Ural.* (Rev. Entom. U. R. S. S., XLIV, 2 : 353.)

Institut royal des Sciences naturelles de Belgique.



AD. GOEMAERE, Imprimeur du Roi, 21, rue de la Limite, Bruxelles-3